「玉米生理遺傳與育種研討會」論文集
中央研究院植物研究所專刊第七號 pp. 75-97

第　四　章

玉米子粒於充實期間內生荷爾蒙含量之變化

范明仁[1]　朱　鈞

國立臺灣大學農藝學系

摘　要

本試驗係利用酵素免疫法(enzyme-linked immunosorbent assay, ELISA)與高效能液相色層分析法(high performance liquid chromatography, HPLC)測定玉米子粒於充實期間內生荷爾蒙含量之變化，並於果穗不同部位子粒間進行比較，以探討內生荷爾蒙與子粒充實間的關係。以整個果穗子粒進行試驗的結果發現，子粒在充實期間以 zeatin 的發生最早，含量於乳熟期即達高峰，隨後逐漸減少；indoacetic, acid (IAA)與 gibberellin (GA$_3$)的變化情形相似，均於子粒充實中期(硬漿期至馬齒狀早期)含量最多，ABA 在子粒充實過程中則有兩次高峰出現，一在子粒充實初期，另一在成熟期。在玉米果穗上、下部位子粒生長特性方面，不論品種及期作，上位子粒鮮重與乾重之增加速率均明顯低於下位子粒，內生荷爾蒙含量的差異亦極爲顯著。上、中、下位子粒內自由態與總 IAA 最高含量的發生時間有一定時序關係，自下而上逐漸延後，以下位子粒爲例，高峰期即較上位子粒早約 5-10 日，在子粒充實初期之含量並較上位子粒高 5.4-8.5 μg/g fw，但在充實後期反低 2-10 μg/g fw。上、下位子粒間 ABA 含量差異不大，唯在成熟期間，下位子粒含量高峰期較上位子粒早一個發育期發生。子粒於充實期間之蔗糖合成酵素(sucrose Synthase)含量亦出現兩個高峰，一次在硬漿期，另一次在成熟期；蔗糖合成酵素與 IAA 含量變化有並行之現象，但前者之消長與後者比較，約遲 5 日左右。本試驗結果建議玉米子粒在充實期間，內生荷爾蒙 IAA 含量可能與子粒發育及光合成物質之轉運有密切關係。

關鍵語：玉米、子粒充實期，內生荷爾蒙，蔗糖合成酶、酵素免疫法。

前　言

植物荷爾蒙被認爲具有調節植物果實生長、發育與成熟之功能(Wheeler, 1972, King, 1976)，發育中果實或種子內之荷爾蒙含量，因受環境及遺傳因子的作用而有不同，並可影響其充實速率及充實期之長短(Weaver 與 Johnson, 1985)；研究植物子

[1]目前就職於台灣省農業試驗所

實內生荷爾蒙的含量變化及代謝，將有助於瞭解子實生長與成熟過程及作物產量的限制因子。

自從 Haggen-Smit 等(1946)在玉米種子中分離出 IAA(indole-3-acetic acid)以及 Letham(1966)分離出 zeatin 以來，在許多植物的種子與果實中均發現存有多種荷爾蒙。一般認爲 IAA 與胚及胚乳的發育有關，當胚形成根原體時，IAA 含量必會增加(Skoog 與 Miller, 1957)。Monula(1978)發現種子發育過程中，GAs(gibberellins)出現的時序與乾物質最大累積期相若，推測 GAs 含量與種子生育有關。Michael 與 SeilerKelbitsch(1972)認爲 kinetin 可經由對受精卵與胚乳細胞分裂之作用，進而影響種子大小；在玉米(Skoog 與 Miller; Miller, 1967)及小麥(Wheeler, 1972)方面，亦有報告指出 cytokinin 與胚及種子的生長有密切關係。

另一種植物荷爾蒙 ABA(abscisic acid)在種子生長發育方面扮演的角色，最近被重新認定，例如種子發育過程中，乾重與 ABA 含量之增加情形相互配合，隨著種子成熟，ABA 含量亦逐漸減少(McWha, 1975; Tietz, 1981; Schrader 等，1984)；由於 ABA 含量的高峰期與種子鮮重急速增加期頗爲接近(Ackerson, 1984a)，有些學者推測 ABA 可能具有促進吸收蔗糖(Ackerson, 1984a; Schrader 等，1984)或促進光合成物質之轉運(Karmoker, 1978; Tietz 等，1981)等作用，因而使鮮重增加；此外，Ackerson(1984b)並認爲 ABA 可抑制胚早熟發芽，延長胚繼續累積乾物質之時間。

綜合以上所述，可知植物荷爾蒙在子實的發育過程中，參與並調節各項生長與分化作用，極具重要性。但因荷爾蒙 auxins、GAs、cytokinins 與 ABA 等皆同時存在於胚及胚乳內，而子粒充實期間各種荷爾蒙含量的變化曲線卻未儘相同，顯示作用可能有異(Eeuwens 與 Schwabs, 1975; Radley, 1976)；Barendes 等(1970)並曾指出植物荷爾蒙間有相互影響的現象。總之，子粒發育過程可能是由一連串不同荷爾蒙含量變化所調節，其確切作用機制在目前仍難定論，有待繼續研究。

此外，由於蔗糖是最主要的轉運碳水化合物，而澱粉又爲許多作物種子內的大量貯存物質，所以蔗糖與澱粉間的轉換代謝爲子粒充實過程中極重要的一環，蔗糖合成酵素(sucrose synthase)即爲其中主要酵素之一(Chourey 與 Nelson, 1976; Su 與 Preiss, 1978)。但是蔗糖合成酵素在子粒充實期間量的變化如何，與植物內生荷爾蒙間的關係又如何，目前仍缺少資料可供參考，有加以探究的必要。

基於以上原因，本試驗以玉米爲材料，於子粒充實期間分析各種內生植物荷爾蒙及蔗糖合成酵素量的變化，探討其間的時序關係，以及對子粒發育充實的可能影響；又鑑於玉米果穗上、下部位子粒的充實特性具有明顯差異，因此特別著重於不同部位子粒間的比較。經由瞭解植物內生荷爾蒙的作用，對今後應用外加植物生長調節劑，謀求改善玉米積儲(sink)能力以提高產量之努力，或將有所助益。

材料與方法

試驗採用單交玉米臺農 351 號及臺農育 84 S-24 號爲材料，於 1985 年秋作及 1986 年春、秋二作種植於桃園縣新屋鄉桃園區農業改良場。在玉米植株吐絲後，每隔 4 日(春作)或 6 日(秋作)自田間選取發育整齊之果穗 10 個爲樣品，並鑑定子粒發育

期；其中 2 穗用於測定子粒鮮重、乾重及水分含量，其餘以液態氮冷凍固定後，依穗長區分爲三等分，取得上、中與下位種子各 40 克，以 20 克用於檢測植物內生荷爾蒙含量，另 20 克用於分析可溶性蛋白質與蔗糖合成酵素含量。

玉米子粒發育期係依 Shaw 與 Thom(1951)的方法鑑定，時期 1 爲乳熟早期(early milk)，時期 2 爲乳熟末期(late milk)，時期 3 爲軟漿期(soft dough)，時期 4 爲硬漿期(hard dough)，時期 5 爲馬齒狀早期(early dent)，時期 6 爲馬齒狀中期(middle dent)，時期 7 爲成熟期(late dent)。

可溶性蛋白質係依 Bradford(1976)的方法測定。

本試驗利用 RP-HPLC 技術，仿照並修改 Weiler 等(1981)所創酵素免疫分析方法，測定玉米子粒內生荷爾蒙含量，所需之樣品純化步驟簡單，分析準確度及專一性高，IAA 可檢測範圍爲 0.5-100 pmole， ABA 可檢測範圍爲 0.02-10 pmole，實驗流程亦大爲縮短，每次可同時操作 384 個樣品，效率頗高。爲比較 ELISA 方法之準確性，曾以 132 個樣敏同時進 RP-HPLC 與 ELISA 分析，結果兩者相關係數極高，IAA 爲 0.80，ABA 爲 0.88，均達極顯著水準。但以 ELISA 方法測定 IAA 時需進行甲基化(methylation)處理，過程具危險性，且過程完全與否影響結果之準確性，此外，玉米子粒內 IAA 含量相當高，故以 RP-HPLC 法予以檢測。另 ABA 以 ELISA 系統檢測之準確性及再現性很高，如以 RP-HPLC 法分析，則因樣品純化過程長及酸鹼度變化大，易使 ABA 由 cis 型態轉變爲 trans 形態，影響 RP-HPLC 檢測結果，故應用 ELISA 法分析 ABA 含量。至於 GA_3、zeatin 及 zeatin riboside，由於尙未建立 ELISA 檢測方法，仍採用 RP-HPLC 予以分析。各種植物荷爾蒙與蔗糖合成酵素的定量方法詳述如下。

以 HPLC 法檢測 IAA、GA_3與 Zeatin

於 20 克玉米子粒樣品加入 10 ml 85% 甲醇，打碎至漿狀後過濾，殘渣以 85%甲醇重複萃取一次，兩次萃液合併後減壓濃縮，調 pH 至 8.0，經冷凍、解凍步驟三次，再以離心機分離，取上層液以 HC 1 調 pH 至 2.5，通過 Seppak cartridge 後以 pH 2.5 之緩衝液沖洗一次，再加入 5 ml 20% 甲醇將雜質洗出，待雜質流出後，加入 2 ml 80% 甲醇，收集洗出液並定量成 2 ml，取 2 μl 以 HPLC 檢測 IAA 及 GA_3含量(Norman 等，1982; Guin 等，1986)。

將上述洗出液取 1 ml 經減壓濃縮後用 NaOH 調 pH 至 8，置於 40°C下進行水解 1 小時後，調 pH 值至 2.5，再以 Sep-pak cartridge 過濾純化，先以 20% 甲醇將雜質洗出，再加入 2 ml 80% 甲醇，收集洗出液，以 HPLC 檢測 IAA 含量，此爲總 IAA 含量，減去未經鹼水解前 IAA 含量，即爲結合態 IAA 含量(Bandurski 與 Schulze, 1977)。

Zeatin 及 zeatin riboside 之粹取及純化，係取 5 ml pH 2.5 之樣品萃取液，通過 Sep-pak cartridge，先以 5% acetone 洗出雜質，再以 70% 甲醇將 zeatin 及 zeatin riboside 洗出，定量後以 HPLC 檢測。

HPLC 檢測時，IAA 及 ABA 之移動相爲 40% 甲醇(Suit 與 Palmer, 1982), GA_3亦同，但以 H_3PO_4調 pH 值至 2.5(Barendes 等，1980)，zeatin 及 zeatin

riboside 則以 10% acetonitrile 爲移動相(Stahly 與 Buchanan, 1982)。使用 Watens 的 UV-檢測器，IAA、ABA、zeatin 及 zeatin riboside 使用 254 nm 波長，GA_3使用 214 nm 波長。

以 ELISA 法檢測 ABA

依照前述 HPLC 檢測方法進行粹取純化，至通過 Sep-pak cartridge 並以 2 ml 80%甲醇洗出之收集液，此爲樣品保存液，取此液 0.1 ml 加入 0.9 ml 2.5 mM Tris buffer(pH 7.5，含 0.1% NaCl 及 1 mM $MgCl_2$)做爲樣品，經稀釋 50 倍後，即可直接以 ELISA 測定 ABA 含量。

檢測係依據 Weiler(1981,1982)方法，並加修加，其過程如下。取 10 mg Goat antimouse IgG 抗體(Capal M 9637)溶於 40 ml sodium bicarbonate buffer(pH 9.6,含 15 mM Na_2CO_3 與 40 mM $NaHCO_3$)，於免疫檢測片(immuno micro well plate, Nunc immuno plate 4-39454)每穴加入 200 μl，置於 4°C下培育 24 小時，將穴內抗體溶液倒掉，並用 Salin-Tween buffer(pH 7.4，含 0.8% NaCl 及 0.005% (v/v) Tween-20)清洗三次；另取 2 ml ABA 單株抗體(monoclone antibody; mAb)，加入 20 ml sodium bicarbonate buffer 做成 mAb 溶液，每穴加入 200 μl，於 40°C下培育 24 小時後，將 mAb 溶液倒掉，並以 saline-Tween buffer 清洗三次。再於每穴內加入 100 ul 的標準液或樣品稀釋液，同時加入 100 μl 的 tracer 稀釋液 (ABA 之 tracer 係將 ABA 連接至 alkaline phosphatase 所製成)，輕拍使之混合均勻，於 4°C下培育 3 小時，除去穴內溶液，並以 saline-Tween buffer 清洗三次，每穴內加入溶於 DEA buffer(pH 9.8, 含 diethanolamine 0.9 M 及 $MgCl_2 \cdot 6H_2O$ 0.3 mM)之酵素反應受質(p-nitrophenyl phosphate, Sigma 104-5) 200 μl，於 37°C下培育 30 分鐘後，加入 50 μl 5 M KOH 使反應終止，最後於 EIA reader(Biotek 308 型)以 405 nm 波長讀取各穴內吸光度，利用下列公式換算：

$$\frac{AB-AuB}{ABo-AuB}\times 100=\%(B/Bo)$$

$$\text{logist}(\%\ B/Bo)=\ln\left(\frac{\%\ B/Bo}{100-\%\ B/Bo}\right)$$

其中 AB：爲標準液或樣品之吸光度。

AuB：爲 100 pmole ABA 溶液之吸光度。

ABo：爲不含 ABA 之緩衝溶液之吸光度。

logist(% B/Bo)爲將 %(B/Bo)取 logist 值使之直線化。

以 ELISA 法配合 Biotin-Avidin 系統檢測蔗糖合成酶

依據 Hsu 等(1981)關於 avidin 與 biotin 具有極高親合力並可應用於 ELISA 方法之建議，發展以 ELISA 技術配合 avidin-biotin 系統檢測蔗糖合成酶之方法。其工作步驟大致與上述 ELISA 法相似，但在免疫檢測片的穴內覆置(coating)之第一層抗體爲蔗糖合成酶抗體，使用量爲取蛋白質含量 3.4 mg/ml 之抗體溶液稀釋 100 倍後，

每穴加入 200 ul；另取純化之蔗糖合成酶抗原，蛋白質含量爲 3.3 mg/ml，將之稀釋爲 100、500、1000、5000、10000 等 5 種稀釋液，做爲標準液，並以 PBS 緩衝液爲對照，建立標準曲線，用以換算樣品內蔗糖合成酶含量。將抗原稀釋液加入 coating 抗體之小穴中，即可產生抗原一抗體反應，經培育 12 小時使反應平衡後，將穴內溶液掉倒並洗淨，加入 100 μl 之庶糖合成酶抗體與 Biotin 之複合體溶液(即 biotinylated secondary antibody)，於4°C下培育3小時，洗淨後，每穴加入100μl之Avidin-biotin-Horseradish peroxidase，於 4°C下培育 3 小時，再加入 150 μl Horseradish peroxidase 反應受質(OPD, o-phenylene diamide, Sigma p-1526；40 mg 溶於 100 ml 0.1M PBS buffer後加入10 μl 30% H_2O_2)，於37°C下培育10分鐘，利用EIA reader 以 405 nm 波長讀取各穴之吸光度，由標準曲綫換算出蔗糖合成酶含量。

結　果

一、玉米子粒充實期間全穗子粒之發育與各種荷爾蒙含量之變化

以玉米果穗所有子粒爲樣品，於 1985 年秋作試驗調查子粒發育的結果列於圖 1 A；鮮重及乾重以直線增進方式增加，百粒鮮重由 11 g 增加至 29 g，於馬齒狀中期至成熟期之增加較少。百粒乾重由 2.7 g 增加至 18.6 g，於子粒充實初期的增加速率較低，但中期後則快速增進，至成熟期前仍有繼續增加之趨勢。子粒水分含量由 75%降至 36%。

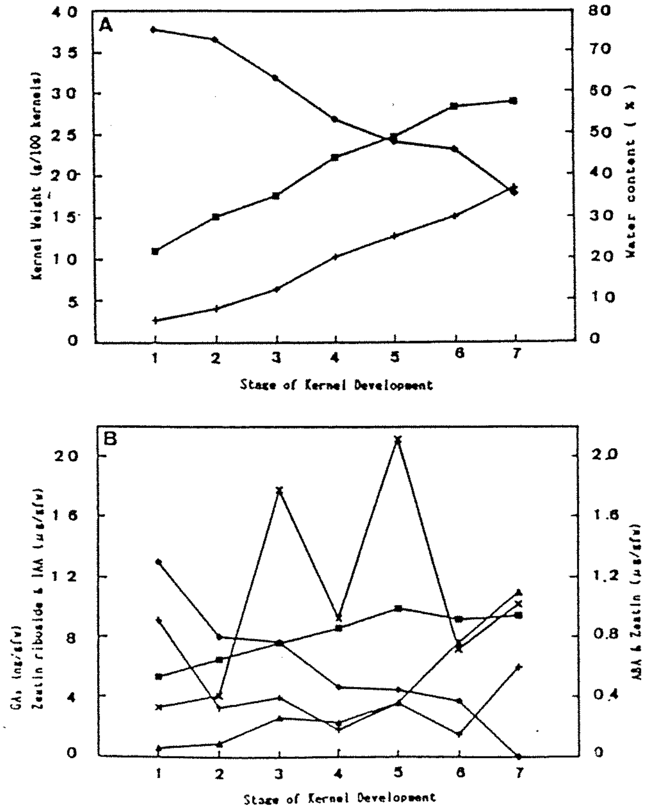


圖 1.
玉米整穗子粒在充實期間鮮重、乾重及水分含量(A)與內生荷爾蒙(B)的變化。(1985 年秋作)
Fig. 1.
Changes in fresh weight (□), dry weight (+), water content (◆) (upper figure), and contents of IAA (□),ABA (+), zeatin (◆), zeatin riboside (△) and GA_3 (×) for kernels from the entire ear during kernel-filling period (Autumn crop, 1985).

秋作玉米子粒充實期間各種荷爾蒙含量變化情形如圖 1 B。吲哚乙酸含量隨子粒發育而逐漸增加，於乳熟期之含量爲 5.33 μg/g f.w.，馬齒狀早期含量最高，爲 9.92 μg/g.f.w，其後稍微減少，但含量亦在 9 μg/g f.w.左右。子粒充實期間離層酸含量出現二次高峯，一在孔熟期，約爲 0.91 μg/g f.w.，另一在成熟期，含 0.6 μg/g f.w.；子粒充實中期之離層酸含量皆低，在 0.15～0.36 μg/gf.w.之間。

Zeatin 含量之變化情形爲子粒充實初期(乳熟期)最高(1.3 ug/gf.w.)，其後逐漸減少，至硬漿期已降低一半以上，僅爲 0.4 μg/g f.w.，至成熟期時已無法測得。zeatin riboside含量之變化情形與zeatin相反，子粒充實初期含量較少，僅爲0.6μg/g f.w.，以後逐漸增加，成熟期含量爲 11 μg/g f.w.。有關激勃素方面，本試驗中僅測定 GA_3一種，在秋作子粒充實期間出現二次高峯，一爲軟漿期之 17.8 ng/g f.w.，另一爲馬齒狀早期之 21.2 ng/g f.w.，其餘各時期 GA_3含量皆少，在 3.3～10.2 ng/g f.w.之間。

春作子粒發育情形如圖 2 A；子粒充實期之氣溫較高，日照充足，故子粒之充實速率較高，百粒鮮重於乳熟早期爲 1.8 g，乳熟中期迅速增加到 12 g，但至硬漿期後增加速度較慢，至成熟期爲 31.7 g。百粒乾重於初期增加較緩，乳熟早期爲 0.22 g，乳熟中期爲 2.1 g，其後迅速增加，至成熟期爲 18.5 g。水分含量於乳熟早期爲 87%至成熟期降至 41.6%。

春作玉米子粒充實期間各種荷爾蒙含量之變化情形如圖 2B；吲哚乙酸於乳熟早期爲 8.6 μg/g f.w.，其後逐漸增加至硬漿期最高，爲 13.2 μg/g f.w.，其後稍降，於

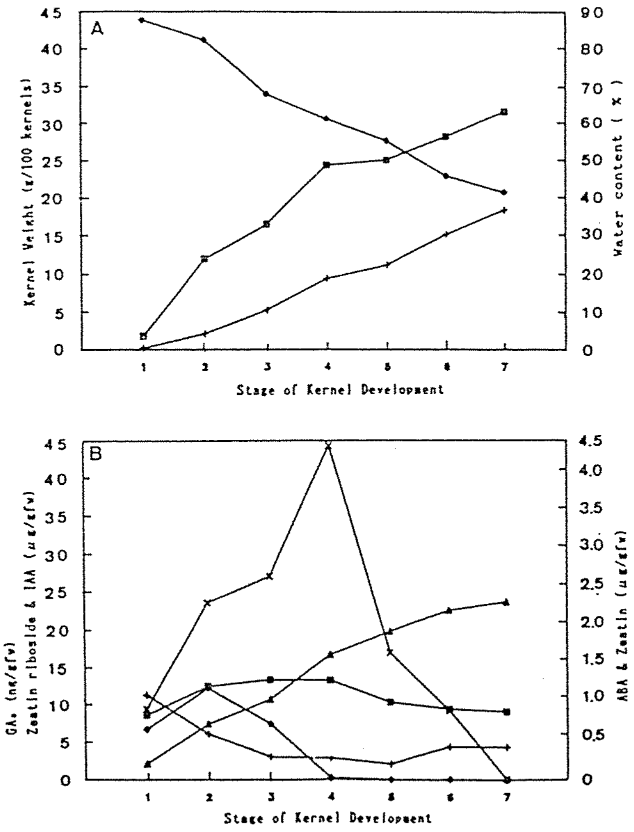


圖 2.
玉米整穗子粒在充實期間鮮重、乾重及水分含量(A)與內生荷爾蒙(B)的變化。(1986 年春作)

Fig. 2.
Changes in fresh weight (□), dry weight (+), water content (◆) (A), and contents of IAA (□), ABA (+), zeatin (◆), zeatin riboside (△) and GA_3 (×) (B) for kernels from the entire ear during kernel-filling period (Spring crop, 1986).

馬齒狀早期及成熟期含量分別爲 10.2 及 9.0 μg/g f.w.。離層酸含量之變化情形與秋作相若，於子粒充實期初期及成熟期含量較高，乳熟早期及乳熟末期之含量分別高達 1.13 及 0.61 μg/g f.w.，軟漿期及馬齒狀早期離層酸含量較低，在 0.2～0.3 μg/g f.w.之間，至馬齒狀中期及成熟期離層酸含量又增加至 0.43 μg/g f.w.。

子粒發育期間 zeatin 之含量以充實初期較高，即乳熟早期，乳熟中期及軟漿含量較高，分別爲 0.67、1.22、0.74 μg/g f.w.，至硬漿期減少爲 0.02 ug/g f.w.，其後則無法測得。zeatin viboside 含量之變化情形與秋作相同，於子粒充實初期含量較少，僅 2.1 μg/g f.w.，其後逐漸增加，至成熟期含量爲 23.6 μg/g f.w.。GA_3含量之變化情形，與秋作不同，春作GA_3含量呈二次曲線分布，高峯發生於硬漿期，含量爲44.3 ng/g f.w.，於乳熟早期含量僅9.4 ng/gf.w.成熟期含量更少，僅爲 0.04 ng/g f.w.。

二、玉米上、下位子粒發育及各種荷爾蒙含量之差異(1985 年秋作與 1986 年春作)

由於玉米果穗內上、下部位子粒的充實特性具有明顯差異，故於取樣後將上、下位子粒予以區分，1985 年秋作調查子粒於充實期間鮮重、乾重及水分含量變化情形的結果列於表 1。台農 351 號品種上、下位子粒鮮重在硬漿期後即有明顯差異，成熟期下

表 1. 玉米穗上、下位子粒於充實期間鮮重、乾重及水分含量的變化(1985 年秋作)

Table 1. *Changes in fresh weight, dry weight and water content during kernel-filling period for kernels positioned at the upper and lower parts of corn ear (Variety Tainung 351 and line Tainung yu 84S-24; autumn crop, 1985).*

Item	Growth stages													
	1		2		3		4		5		6		7	
	U*	L*	U	L	U	L	U	L	U	L	U	L	U	L
	Tainung 351													
Fresh weight (g/100 kernels)	10.2	12.0	18.8	18.8	19.3	22.8	20.3	25.4	21.3	28.5	23.7	30.4	23.1	30.0
Dry weight (g/100 kernels)	2.7	2.8	4.0	6.1	6.1	9.9	9.1 11.7	10.5	15.6	12.6	17.6	14.0	22.8	
Water content (%)	73.5	76.7	78.7	67.7	68.4	56.6	55.2	53.9	50.7	45.3	46.8	42.1	39.4	24.
Water content (g/100 kernels)	7.5	9.2	14.8	12.7	13.2	12.9	11.2	13.7	10.8	12.9	11.1	12.8	9.1	0.2
	Tainung yu 84S-24													
Fresh weight (g/100 kernels)	7.8	13.8	9.4	13.8	10.6	18.0	19.4	24.0	22.0	27.5	27.1	32.5	30.8	32.2
Dry weight (g/100 kernels)	1.8	3.6	2.1	4.0	2.1	7.2	8.7	11.5	10.5	14.5	13.9	16.7	17.6	20.1
Water content (%)	76.9	73.9	77.7	71.0	80.2	59.4	55.2	52.1	52.3	47.3	48.7	48.6	42.9	37.6
Water content (g/100 kernels)	6.0	10.2	7.3	9.8	8.5	10.7	10.7	12.5	11.5	13.0	13.2	15.8	13.2	12.1

*U and L are upper and lower kernels on ear, respectively.

位子粒百粒鮮重較上位高 6.9 g；台農育 84 S-24 品系於成熟期的差異較小，僅為 1.4 g。1986 年春作的結果列於表 2，上、下位子粒百粒鮮重仍有差異存在，但未若秋作明顯，台農 351 號品種上、下位子粒相差 1.8 g，亦即春作上、下位子粒之充實性較為相近。

上、下位子粒間百粒乾重之差異較鮮重尤為明顯，台農 351 號品種於秋作相差達 8.8 g(表 1)，春作相差 2.8 g(表 2)，台農育 84 S～24 亦有類似之情形，但未若台農 351 號明顯。上、下位子粒水分之含量有明顯的差異，子粒充實初期以下位子粒較高，但成熟期時下位子粒水分絕對含量反而比上位子粒少(表 1,2)。

子粒充實期間不同部位子粒內生總 IAA(total IAA)含量，不論品種及期作，於乳熟期(時期 1,2)均以下位子粒含量較高，1986 年秋作，台農 351 號於時期 1 時上、下位子粒相差達 5.2 μg/g f.w.，時期 2 相差 5.4 μg/g f.w.。但至時期 3 僅相差 2.2 μg/g f.w.，時期4以後上位子粒IAA含量反較下位子粒為高，相差3～4.5μg/g f.w.(圖 3A)。1987 年春作亦有類似表現，於時期 1 相差 4 μg/g f.w，以下位子粒較高，但至時期 2，上、下位子粒 IAA 含量之差異已不明顯，至時期 3 以後，上位子粒

表 2. 玉米穗上、下位子粒於充實期間鮮重、乾重及水分含量的變化(1986 年春作)

Table 2: *Changes in fresh weight, dry weight and water content during kernel-filling period for kernels positioned at the upper and lower parts of corn ear (Variety Tainung 351 and line Tainung yu 84S-24; spring crop, 1986).*

Item	Growth stages													
	1		2		3		4		5		6		7	
	U*	L*	U	L	U	L	U	L	U	L	U	L	U	L
	Tainung 351													
Fresh weight (g/100 kernels)	1.34	1.19	10.0	11.0	12.5	18.0	23.0	28.0	21.0	27.3	24.0	30.0	29.0	30.8
Dry weight (g/100 kernels)	0.11	0.12	1.6	2.1	3.3	4.9	8.3	12.2	9.3	12.6	13.1	17.3	16.7	19.5
Water content (%)	91.8	90.0	85.0	80.9	73.6	72.8	63.9	56.4	55.7	53.9	45.0	42.3	42.4	36.7
Water content (g/100 kernels)	1.23	1.07	8.5	8.9	9.2	13.1	14.7	15.8	11.7	14.7	10.8	12.7	12.3	11.3
	Tainung yu 84S-24													
Fresh weight (g/100 kernels)	1.80	3.00	12.0	15.0	13.7	22.0	20.0	27.0	25.3	27.0	26.7	32.7	31.6	35.3
Dry weight (g/100 kernels)	0.24	0.40	1.8	2.7	4.2	8.9	7.0	10.3	11.1	11.6	13.8	17.0	17.8	20.0
Water content (%)	86.7	86.7	85.0	82.0	69.3	59.6	65.0	61.9	56.1	57.0	48.3	48.0	43.7	43.3
Water content (g/100 kernels)	1.56	2.60	10.2	12.3	9.5	13.1	13.0	16.7	14.2	15.4	12.9	15.7	13.8	15.3

*U and L are upper and lower kernels on ear, respectively.

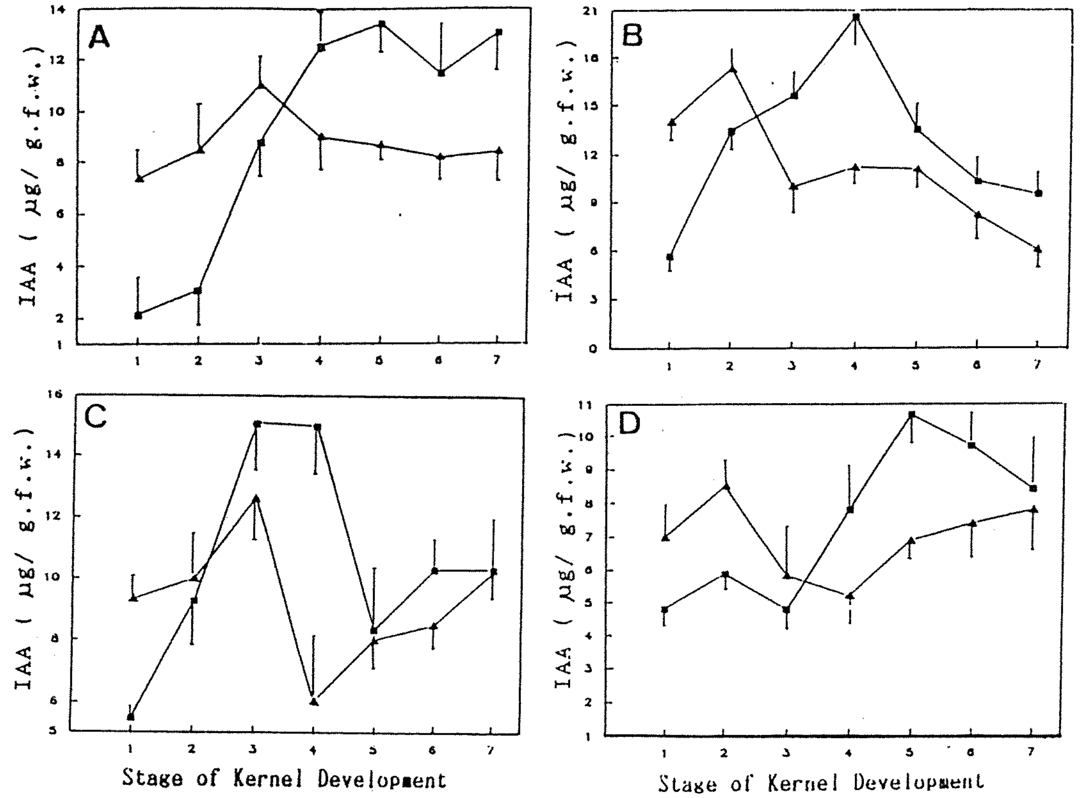


圖 3. 玉米穗在充實期間上、下位子粒 IAA 含量的變化。

Fig. 3. Changes in IAA content in the upper kernels (■) and lower kernels (▲) of developing Tainung 351 (A and C) and Tainung yu 84S-24 (B and D) corn ears in the autumn crop of 1985 (A and B) and spring crop of 1986 (C and D).

IAA 含量高於下位，尤其於時期 4 最爲明顯(圖 3C)。

台農育 84 S～24 子粒總 IAA 含量之差異亦有類似表現，1986 年秋作時期 1、2、3 以下位子粒高於上位子粒，尤其以時期 1、2 時之差異極爲明顯(圖 3 B)，於時期 4 以後，上位子粒 IAA 含量高於下位子粒。1987 年春作的結果相同，時期 1 時下位子粒 IAA 含量較上位子粒高 8.5 μg/g f.w.，時期 2 相差 4 μg/g f.w.，時期 3 以後上位子粒高於下位子粒相差 2-10 μg/g f.w. (圖 3D)。

由上述結果可發現，不同部位子粒間 IAA 含量有時序上之差異，子粒充實初期以下位子粒高於上位子粒，充實後期以上位子粒含量較高。期作間比較，以春作 IAA 含量高於秋作，但秋作於子粒充實初期上、下位子粒 IAA 含量之差異較大，且較春作明顯。秋作上位子粒 IAA 高峯發生時間較下位子粒晚 3 個子粒發育時期，但春作僅相差 1～2 個子粒發育時期。

上下位子粒間 ABA 含量之差異示於如圖 4，台農 351 號上位子粒不論春秋二作，於時期 2～3 皆有一高峯出現，但下位子粒則無此現象。台農育 84 S-24 上位子粒 ABA 含量亦於時期 2～3 明顯的高於下位子粒；就品種、子粒部位及期作整體而言，均以時期 1 之 ABA 含量最高，其後隨著子粒之生長而迅速下降；下位子粒於時期 2-6 之 ABA 含量在 0.1～0.4 μg/g f.w. 之間，但至子粒成熟期(時期7)又大量增加至 0.7～1 μg/g f.w.，呈現第二次高峰。期作及品種間比較，ABA 含量及其變化趨勢大

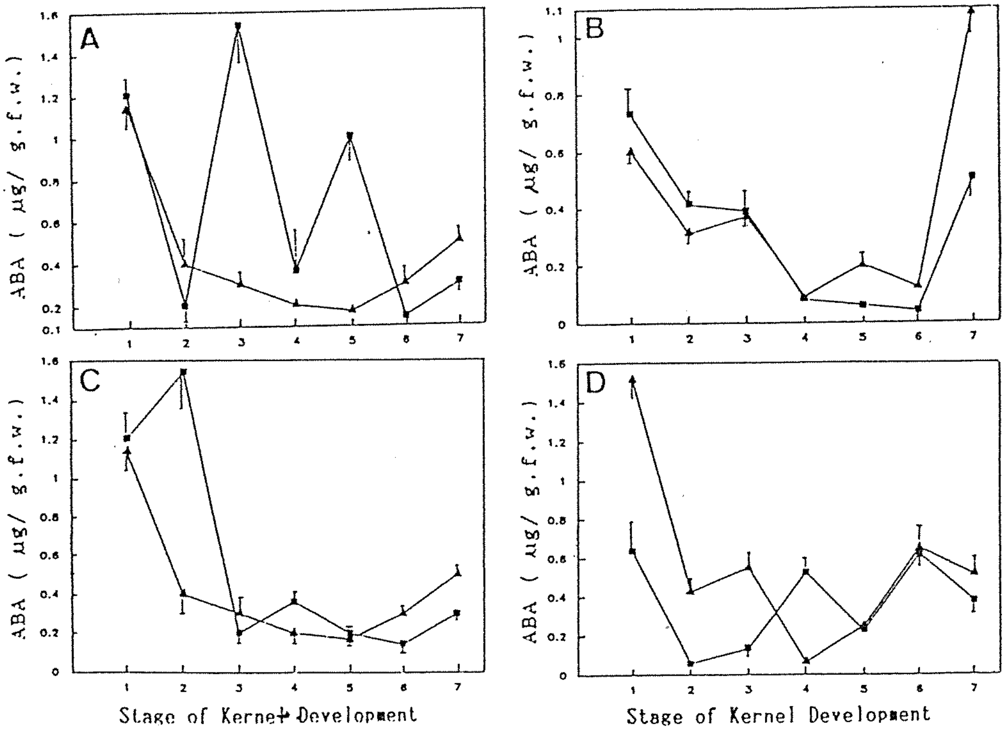


圖 4. 玉米穗在充實期間上、下位子粒 ABA 含量的變化

Fig. 4. Changes in ABA content in the upper kernels (■) and lower kernels (▲) of developing Tainung 351 (A and C) and Tainung yu 84S-24 (B and D) corn ears in the autumn crop of 1985 (A B) and spring crop of 1986 (C and D).

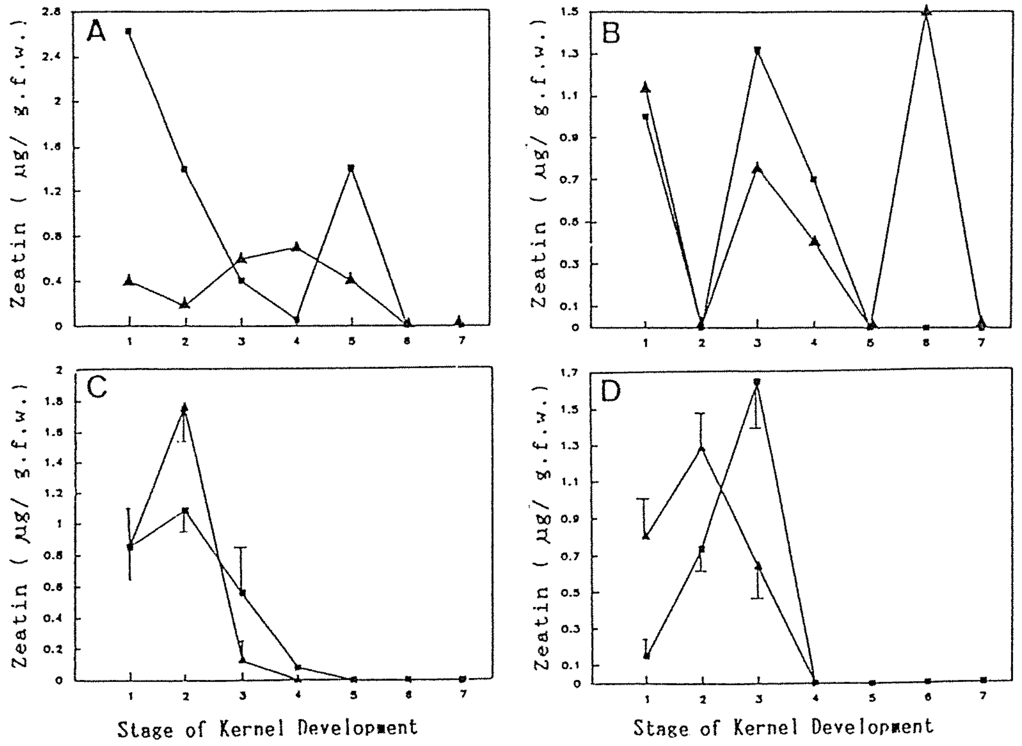


圖 5. 玉米穗於充實期間上、下位子粒 zeatin 的變化

Fig. 5. Changes in zeatin content in the upper kernels (■) and lower kernels (▲) of developing Tainung 351 (A and C) and Tainung yu 84S-24 (B and D) corn ears in the autumn crop of 1985 (A and B) and spring crop of 1986 (C and D).

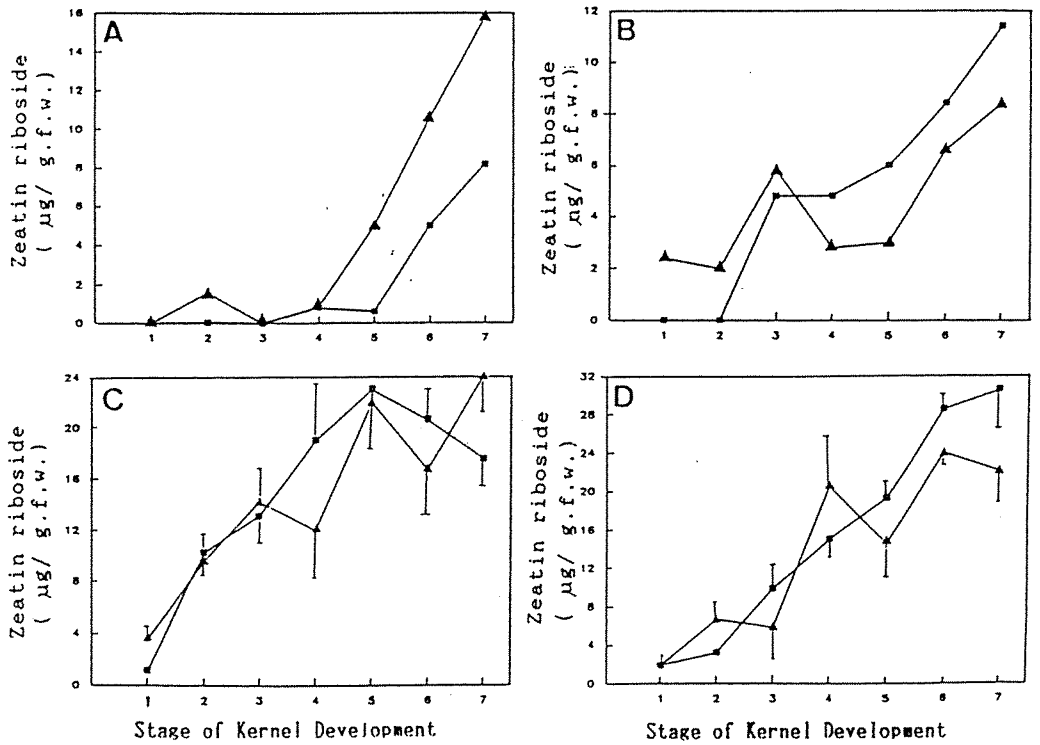


圖 6. 玉米穗於充實期間上、下位子粒 zeatin riboside 含量的變化。

Fig. 6. Changes in zeatin riboside content in the upper kernels (■) and lower kernels (▲) of developing Tainung 351 (A and C) and Tainung yu 84S-24 (B and D) corn ears in the autumn crop of 1985 (upper figures) and spring crop of 1986 (lower figures).

致相同。

子粒內生 zeatin 含量之變化情形如圖 5，大體而言，不論上、下位子粒，zeatin 含量高峯期大都發生於子粒充實初期，即時期 1 至 2，其後迅速下降，至時期 4 以後，含量減少至無法測得。秋成 zeatin 含量之變化情形較不一致，但春作品種間 zeatin 含量變化之趨勢較爲一致，下位子粒 zeatin 含量之高峯期皆出現於時期 2，此時上位子粒 zeatin 含量低於下位子粒，但時期 3 時則以上位子粒含量較高。

zeatin riboside 含量之變化情形與 zeatin 完全不同，不論期作或品種，初期含量均低，其後隨子粒發育而含量逐漸增加，至成熟期達最高峰。秋作子粒 zeatin riboside 含量較低，於成熟期爲 8-16 μg/g f.w.；春作子粒含量較高，在 18～30 μg/g f.w.之間，期作間子粒 zeatin riboside 含量相差爲 1 倍左右(圖 6)。

有關子粒內生 GA_3含量，不論期作或品種，皆有一共同趨勢，即由子粒充實初期開始，GA_3含量由低逐漸增加，至時期 4 達最高峯，其後又逐漸減少，至成熟期降至最低，已無法測得。上下位子粒 GA_3含量差異不明顯，期作及品種間子粒 GA_3含量亦相近，最高含量爲 30-50 ng/g f.w.(圖 7)。

三、玉米上、中、下位子粒發育及各種荷爾蒙含量之差異(1986 年秋作)

1986 年秋作試驗將子粒區分爲上、中、下三部份，分別進行調查與分析。子粒鮮、乾重變化情形方面(圖 8)，中位子粒介於下位與上位子粒之間，但與下位子粒較接近，

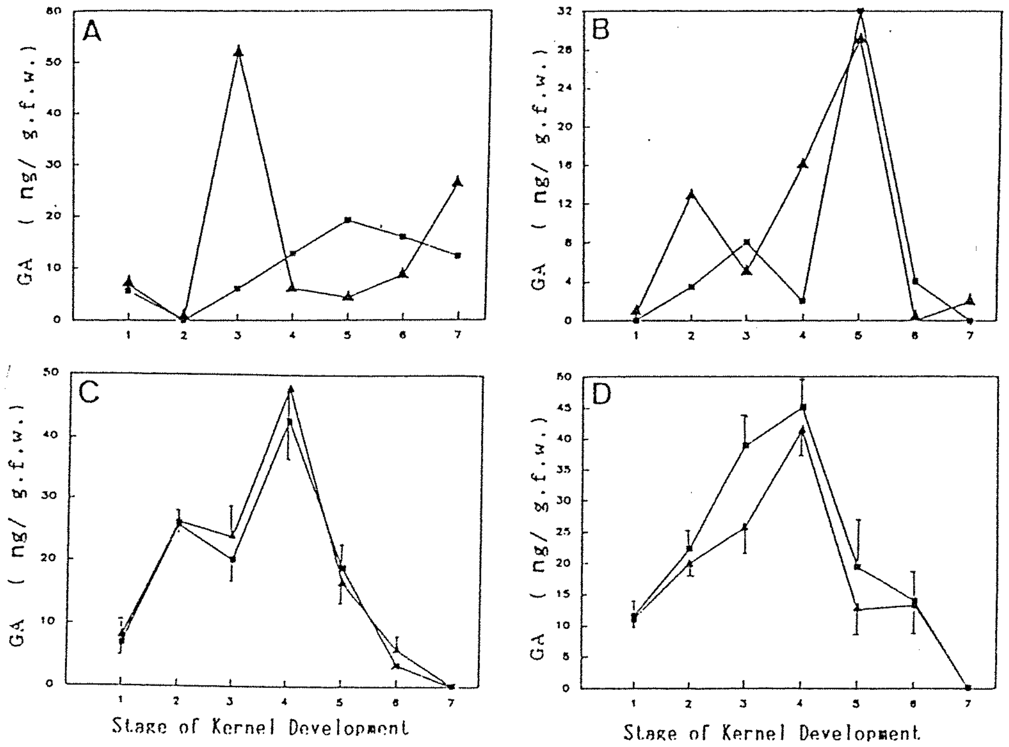
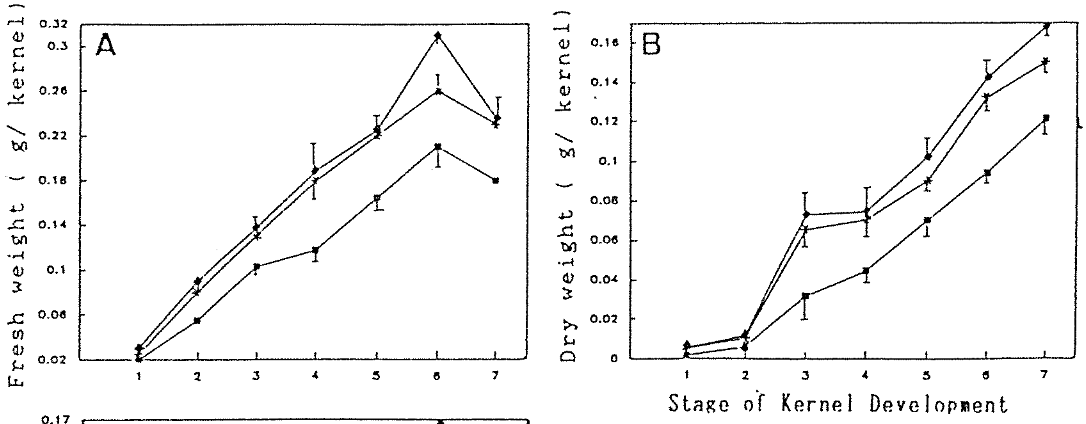


圖 7. 玉米穗於充實期間上、下位子粒 GA_3 含量的變化。

Fig. 7. Changes in GA_3 content in the upper kernels (■) and lower kernels (▲) of developing Tainung 351 (A and C) and Tainung yu 84S-24 (B and D) corn ears in the autumn crop of 1985 (A and B) and spring crop of 1986 (C and D).



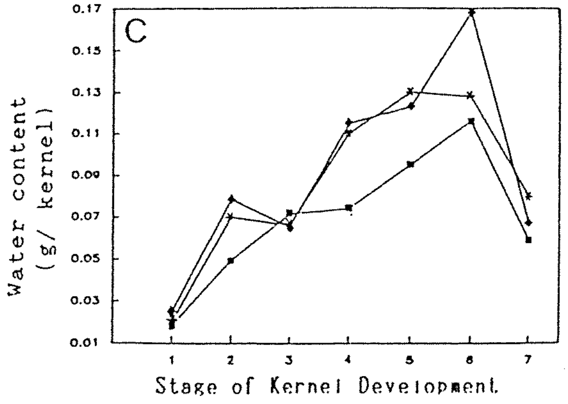


圖 8.
玉米穗於充實期間上、中、下位子粒鮮重、乾重及水分含量的變化

Fig. 8.
Changes in fresh weigth (A), dry weight (B) and water content (C) in kernels located at upper (■), middle (✻) and lower (◆) position of Tainung 351 ear during kernel-filling period in the autumn crop of 1986.

且均明顯的高於上位子粒；就水分絕對含量而言，中、下位子粒亦很接近，且較上位子粒爲高(圖 8)。

台農 351 號子粒內自由態 IAA(free IAA)含量於子粒充實期初期(時期 1)以下位子粒最高，爲 1.8 μg/g f.w，中位子粒次之，爲 0.9 μg/g f.w，上位子粒最少，僅 0.6 μg/g f.w.。中、下位子粒自由態 IAA 含量在時期 2 相若，分別爲 3.5 及 3.6 μg/g f.w.，且皆高於上位子粒之 1.7 μg/g f.w.；但時期 3 則以上位子粒含量最高，爲 5.3 μg/g f.w.(圖 9A)。依此結果可發現上、中、下子粒自由態 IAA 含量有時序上之差

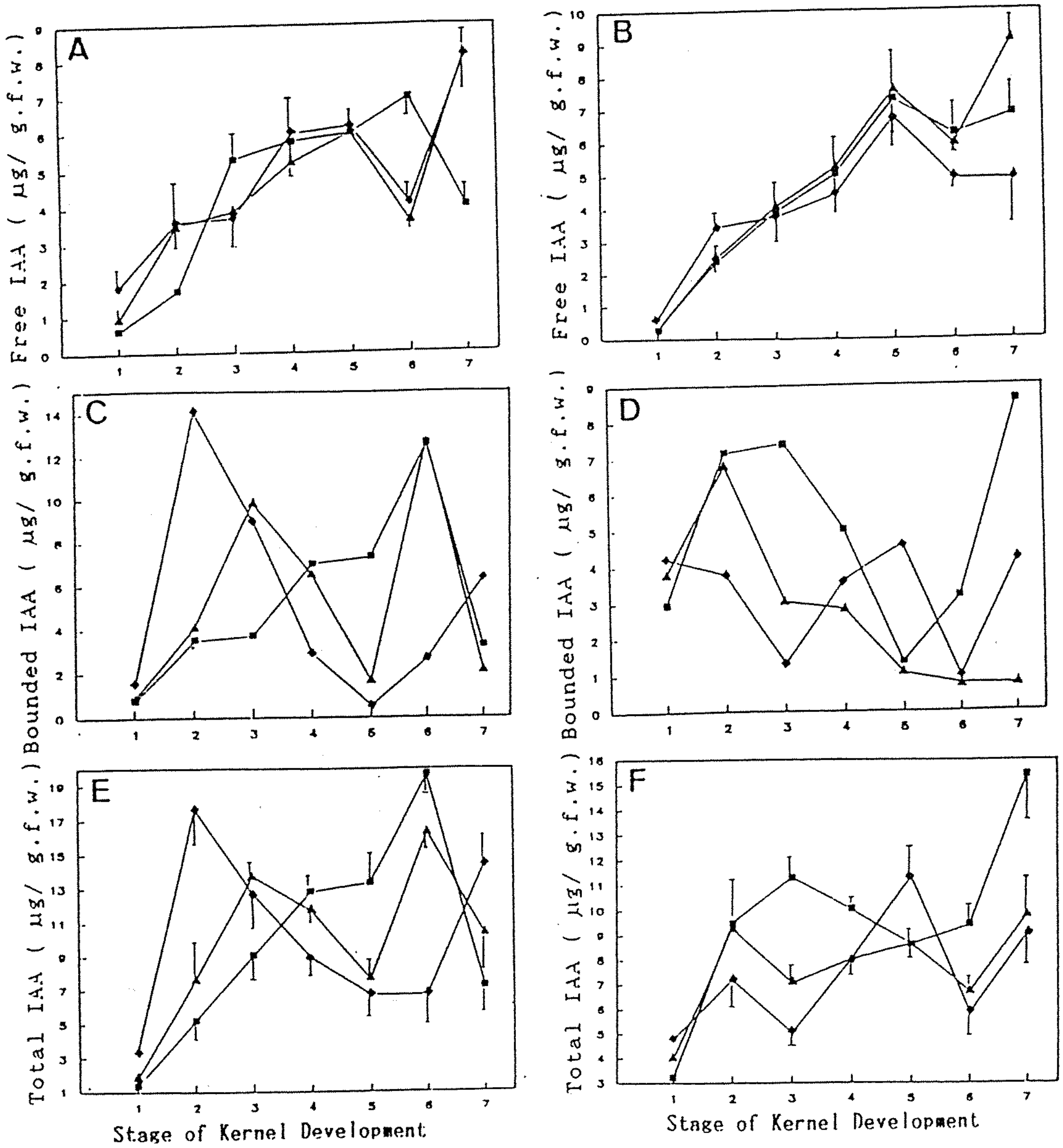


圖 9. 玉米穗充實期間上、中、下位子粒自由態、結合態及總 IAA 含量的變化。

Fig. 9. Changes in contents of free IAA (upper figures), bound IAA (middle figures) and total IAA (lower figures) in kernels located at upper (■), middle (▲) and lower (◆) positions of Tainung 351 (A, C and E) and Tainung Yu 84S 24 (B, D and F) ears during kernel filling period in the autumn crop of 1986.

別，含量高峯期以下位子粒最早出現，其後依次爲中位與上位子粒。就總 IAA 含量而言(圖9E)，於時期2時，不同部位子粒間卽有明顯差異，以下位子粒含量最高，爲17.7 μg/g f.w.，中位次之，爲7.6μg/g f.w.，上位最少，爲5.2μg/g f.w.。但至時期3則以中位子粒之13.7μg/g f.w.最高，時期4則以上位子粒含量最多，爲12.8 μg/g. f.w.；由此可知子粒總 IAA 含量高峯期之出現亦有時序上之差異，以下位最早，中位次之，上位最晚。

台農 84 S-24 號品系比台農 351 號早 3～5 天抽穗，於子粒充實初期(時期 1,2)自由態 IAA 含量亦以下位子粒最高，其後則以中位最高，至時期 5 上位子粒 IAA 含量明顯增多，與下位子粒已無差異(圖 9B)。總 IAA 含量方面，時期 1 以下位子粒最高，時期 2 則以中、上位子粒最多，至時期 3 時上位子粒總 IAA 含量明顯的高於中、下位子粒(圖 9F)。

結合態 IAA (bound IAA)之量爲總 IAA 含量與自由態 IAA 含量之差，由圖 9 C 可看出台農 351 號結合態 IAA 含量亦有時序上之差異，下位子粒在時期 2 含量最多，爲 14.1 μg/g f.w，至時期 3 則以中位子粒含量最多，爲 9.8 μg/g f.w.於時期 4、5、6 以後則以上位子粒含量最多，介於 7-12.6 μg/g f.w.之間。台農育 84 S-24 號亦有類似之表現(圖 9 D)，時期 1 以下位子粒含量最高，爲 4.2 μg/g f.w.，時期 2 以中、

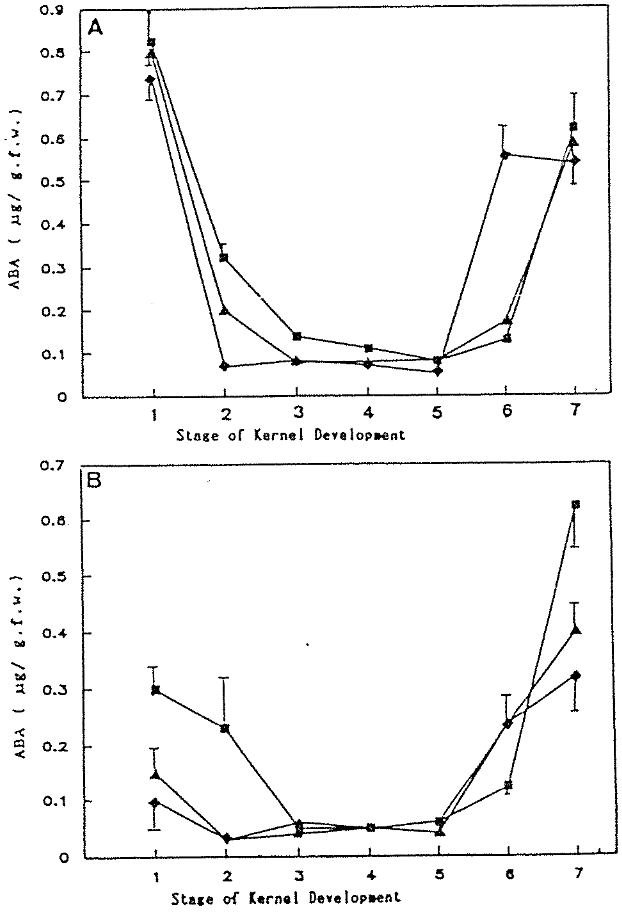


圖 10.
玉米穗於充實期間上、中、下位 ABA 含量的變化。
Fig. 10.
Changes in ABA content in kernels located at upper (■), middle (▲) and lower(◆) positions of Tainung 351 (A) and Tainung Yu 84S-24 (B) ears during kernel-filling period in the autumn crop of 1986.

上位子粒較多，分別爲 6.78 及 7.1 μg/g f.w.，時期 3 以後則上位子粒結合態 IAA 含量最高。

上、中、下位子粒間 ABA 含量之變化趨勢相當一致(圖 10)，不論子粒部位，台農351號皆於時期1時含量最高，爲0.7～0.9μg/g f.w.，時期2時迅速下降到0.3～0.1 μg/g f.w.，其後維持在 0.1 μg/g f.w.左右，至時期 6、7(成熟期)又再度增加，下位子粒 ABA 含量之增加於時期 6 出現，而上中位則於時期 7 才迅速增加。台農育 84 S-24 號亦有相同之趨勢，各部位子粒 ABA 含量於時期 1 較高，時期 2-6 降至 0.1 μg/g f.w.以下，但至時期 7 又急速增加。一般而言，子粒充實中期上位子粒 ABA 含量都有較高之趨勢。

在子粒充實期間不同部位子粒可溶性蛋白質含量方面(圖 11)，二品種於子粒發育初期均以下位子粒含量較高，上位子粒最少，中位子粒介於其間。品種間子粒可溶性蛋白質含量之高峯期亦不相同，台農 351 號在時期 4，但台農育 84 S-24 號則在時期 2～3 時出現高峯，比台農 351 號早 1 個時期。

就子粒蔗糖合成酶而言(圖 12)子粒充實初期間不同部位子粒含量間差異極大，時期 1 僅能於下位子粒測得蔗糖合成酶，含量爲 60 μg/g f.w.，二品種含量相若；中位子粒於時期 2 可測得，台農 351 號含量爲 110 μg/g f.w.，而台農育 84 S-24 號含量較少，爲 45 μg/g f.w.；上位子粒在時期 3 以前含量很低，幾乎無法測得，但至時期 4

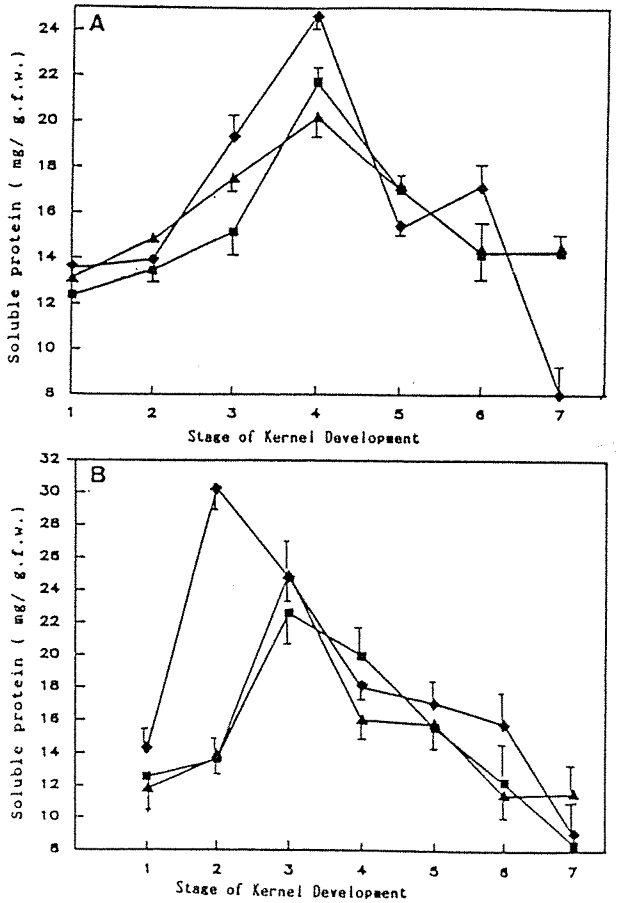


圖 11.
玉米子粒充實期間上、中、下位子粒可溶性蛋白質含量的變化。
Fig. 11.
Changes in soluble protein content in kernels located at upper (■), middle (▲) and basal (◆) positions of Tainung 351 (A) and Tainung Yu 84S-24 (B) ears during kernel filling period in the autumn crop of 1986.

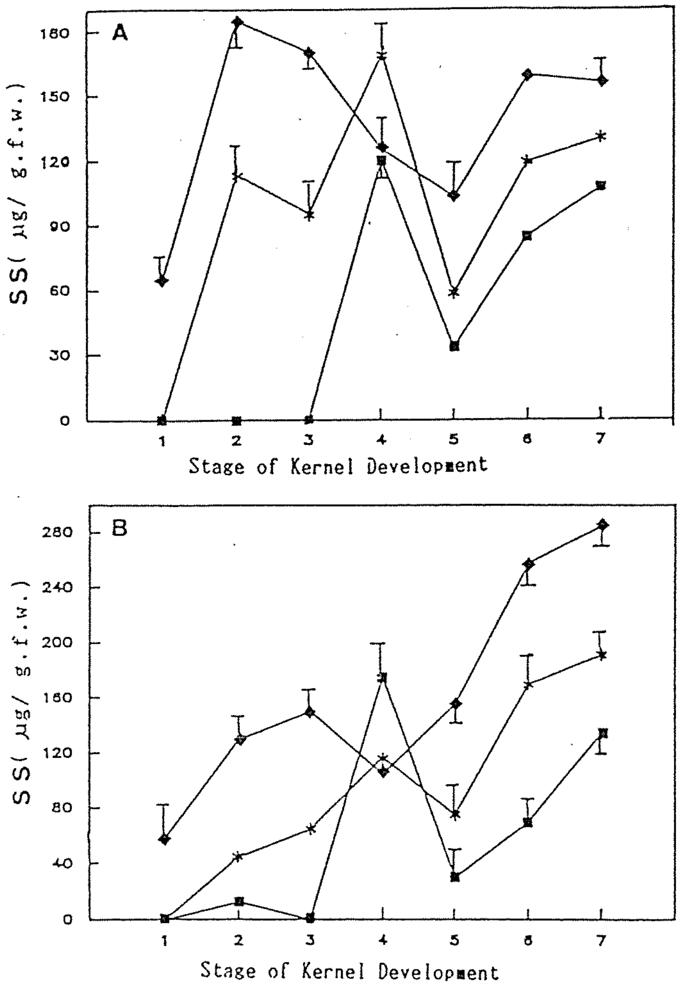


圖 12.
玉米子粒充實期間上、中、下位子粒蔗糖合成酶含量的變化。
Fig. 12.
Changes in sucrose synthase content in kernels located at upper (■), middle (*) and lower (◆) position of Tainung 351 (A) and Tainung Yu 84S-24 (B) ears during kernel-filling period in the autumn crop, 1986.

時含量急速增加，台農351號爲120µg/g f.w.，台農育84S-24號高達175µg/g f.w.，二品種不論子粒部位，於時期 5 皆有下降之趨勢，僅有台農育 84 S-24 號下位子粒例外，於時期 4 即下降，時期 5 再度上升。二品種(系)於子粒充實後期(時期 6、7)皆有一共同趨勢，即蔗糖合成酶含量逐漸增加，且下位子粒含量多於中位子粒，而以上位子粒含量最少。整體而言，子粒充實過程中蔗糖合成酶含量出現二次高峯，一次在時期 4，另一次在時期 7；子粒發育初期及末期以下位子粒含量較高，上位子粒含量較少；子粒充實期中期下位子粒蔗糖合成酶含量下降，而上位子粒含量上升，使不同部位子粒間之含量差異減少。

討　論

一、玉米子粒充實期間各種荷爾蒙含量之變化

第一部份試驗係以果穗所有的種子爲同一樣品進行調查分析，綜合春、秋二作子粒充實期間子粒內生荷爾蒙含量之變化情形，可以發現 IAA 在秋作隨著子粒發育及鮮、乾重之增加而增加，至時期 5 達最高峯，其後則維持在 9 µg/gf.w.左右，亦即 IAA 含量與子粒鮮、乾重之增加有相互平行之趨勢。ABA 含量在子粒充實過程中有二次高

峯出現，第一次在子粒充實初期，其後含量維持在較低的水平，但在成熟期又增高而達第二次高峰。成熟期 ABA 含量可能與子粒水分含量有關，當子粒離層酸含量增加時，水分含量降低；同時成熟期 ABA 亦可能有抑制種子未熟發芽之作用(Ackerson, 198 4b)。

不論春或秋作，子粒 zeatin 含量皆有相同的變化趨勢，即乳熟期含量最高，其後逐漸減少至不可測得；玉米子粒發育過程中 zeatin 發生最早，可能與胚與胚乳細胞之分裂有關。zeatin riboside 之含量於子粒充實初期較少，但隨子粒之發育而增加，至成熟期含量最多，但此時 zeatin 含量反而最低，故玉米 zeatin riboside 的作用可能是做為貯藏性之 zeatin，並供為將來種子發芽所需。

子粒充實期間激勃素含量之變化於本試驗中僅調查 GA_3 一種，就代表性而言，較為不足。調查結果顯示，不論春秋二作，GA_3 於子粒充實初期及成熟期含量均低，而以軟漿期、硬漿期及馬齒狀早期之含量較高。

Gale(1978) 綜合 Wheeler(1972) 和 King(1976) 測定小麥穗部植物荷爾蒙含量變化之結果，認為植物荷爾蒙出現時序與子粒發育行為相互配合，在小麥授粉後穗部各種荷爾蒙出現之時序，Cytokinin 為第一週，gibberellin 為第 4 週，auxin 為第 5 週，ABA 為第 6 週，子粒乾物質則於第 6 週達高峯，水分含量於第 6 週後急速下降，授粉後 9 週為收穫期。本實驗調查玉米子粒內生荷爾蒙含量與子粒發育行為，亦可得到類似之結果(圖 1、2)，在玉米子粒中以 zeatin 最早出現，於時期 1 即達高峯，IAA 於時期 2 以後大量增加，並維持至時期 6，GA_3 的表現與 IAA 相近；但玉米子粒可能以 IAA 對同化物質之轉運較具影響，因子粒乾物質之累積於時期 2 後直線上升，與 IAA 含量大幅增加相符合，推論 IAA 與玉米子粒乾物質累積有密切之關係。ABA 含量於充實初期出現一高峯，與小麥的表現並不相同，但於時期 5 以後第二度急速上升，此時水分含量降低，故玉米子粒 ABA 可能與水分之喪失及抑制種子早熟發芽行為有關。

二、玉米上下位子粒發育與充實性之差異

玉米上位子粒常於初期即停止發育、退化或充實不良，導致百粒重減少和降低產量；Jonathan 與 Jones(1986) 認為玉米上位子粒退化原因主為養分之競爭，Bonnett (1960) 指出玉米雌穗穎花之分化是以朝頂之方向(acropetal)依序完成；Frey(1981) 認為頂端穎花發育較遲，故受精亦晚 3-5 天方完成，故子粒之開始充實時間亦較晚。台農 351 號具穗頂充實不良之特性，上述原因皆為可能之影響因素，故擬以植物荷爾蒙調節同化物質轉運觀點探討上位子粒發育不良之原因。

依本試驗結果(表 1、2)，可看出上、下位子粒除水分含量相若外，鮮重及乾重皆明顯的以下位子粒為高，而二者鮮、乾重之增加約相差一個子粒發育時期(5～7 天)。台農 351 號及台農育 84S-24 號皆有上位子粒發育較差之現象，尤以台農 351 號於北部地區秋作之上位子粒充實不良現象最為顯著。

三、玉米不同部位子粒 IAA 含量時序變化與子粒充實性之關係

子房之發育與 auxin 促進細胞擴大有關，受粉與受精作用皆可能刺激 auxin 或其

他物質之產生，以促進果實發育。自 Haggen-Smit 等(1946)在玉米種子內發現 IAA 後，Hamilton(1961)亦認為 IAA 對玉米子粒發育而言，為一種重要的 auxin，其含量可高達 1 mg/kg d.w.左右；Urda 與 Banduraki(1969)測定發育中玉米子粒 IAA 含量，發現於授粉後 1～3 週達最高點，約為 10.5 μg/g d.w.。Wareing(1979)強調 IAA 在同化物質轉運上扮演著相當重要之角色 Wardlaw 等(1970)探討小麥同化物質於供源至積儲之轉運上與荷爾蒙控制之關係，認為積儲容積大小對同化物質轉運之促進作用為間接的，而生長組織內 auxin 含量則可調節同化物質之轉運。

由本試驗之結果可看出，上、下位子粒內生 IAA 濃度之變化有時序差異，下位子粒 IAA 含量高峯期一般比上位子粒提早 1～2 個子粒發育時期，即 5～10 天左右，故推論由於下位子粒 IAA 含量高峯時序較早，促進同化物質轉運至下位子粒，具有較大的養分競爭能力，因此下位子粒之發育亦早。在子粒發育過程中，IAA 之作用應以乳熟早期最為重要，因乳熟早期為胚乳細胞分裂及伸長之時期，下位子粒於此時期 IAA 含量明顯高於上位子粒，故可能促使下位子粒胚乳細胞數目較多且體積較大，而使下位子粒積儲強度優於上位子粒，間接的具有較高的養分競爭能力。

另由測定上、下位子粒內生 IAA 含量(圖 3)及上、中、下位子粒內生自由態、結合總與總 IAA 含量(圖 9)之結果，皆顯示下位子粒 IAA 含量於子粒充實初期最高，中位子粒則於較晚之充實時期較高，而上位子粒則於充實後期高於中、下位子粒。由子粒鮮乾重(表 1、2)得知下位子粒比中位重，而上位子粒最輕，故子粒最終的重量似乎與子粒充實初期(尤其是時期 2)的 IAA 含量多寡有關。本試驗中未能於 ABA、zeatin riboside 或 GA_3方面發現類似關係，所以玉米子粒發育似乎受 IAA 含量的影響最大；此結果與 Bangerth 等(1985)報告小麥不同部位子粒內生 IAA 含量與乾物質累積有正相關現象之結果符合。Evans(1972)亦認為穗內不同部位子粒重之差異可能為荷爾蒙作用的結果，使子粒間對同化物質競爭能力產生差異。基於以上原因，可知 IAA 對子粒生長具有調節控制之作用。

Patrick 與 Wareing(1976)認為 auxin 可以促進莖部代謝物質之轉運，即 IAA 可促進積儲能力及篩管載入之機制，因而增進積儲部位對代謝物質之吸收速率。Sorrells 等(1978)於玉米施用 auxin 轉運抑制劑 N-1-naphthylphthalamic acid (NPA)，可顯著增加下位穗粒重而提高產量，另以 indolebutyric acid (IBA)與 GA_3 混合，可明顯抑制多穗型品種之穗數，故認為 IAA 及 GA_3會抑制下位穗之生長，即上位穗對下位穗之抑制作用是透過 IAA 來傳達；上、下位子粒間對養分之競爭作用亦可能由 IAA 所控制。

四、玉米不同部位子粒內生 ABA 含量時序變化與子粒充實性之關係

一些作物種子發育過程中，ABA 含量與種子乾重平行增加，當乾重最高時，胚內 ABA 含量亦達最高點(King, 1976; McWha, 1975; Radley, 1976, 1979; Quebedeaux 1976; Schussler 等，1984)；但本實驗中玉米種子內生 ABA 含量與種子乾物質之累積間並無相關存在。Jones 與 Brenner(1978)認為 ABA 含量是抑制玉米種子成熟前發芽之因子，本試驗中亦發現玉米子粒於成熟末期之 ABA 含量迅速增加，可能具有相似的作用。

五、玉米子粒蔗糖合成酶與子粒充實行爲之關係

玉米子粒內蔗糖合成酶活性與澱粉合成速率成正相關，故蔗糖合成酶可能參與糖合成爲澱粉之過程(Ou-Lee 和 Setter, 1985)，另 Chourey 和 Nelson(1976) 發現玉米 Shrunken-1 突變株內所含蔗糖合成酶活性很低，僅爲正常植株之 2～6%，故認爲蔗糖合成酶在玉米子粒澱粉的合成及累積上佔有很重要的角色。本試驗結果則發現子粒內蔗糖合成酶的含量與 IAA 總含量有關，當 IAA 總含量上升後，蔗糖合成酶隨後上升，IAA 總含量下降，則蔗糖合成酶亦隨後下降，二者變化曲線相差一個子粒發育時期。

六、植物荷爾蒙間之相互交感

由於多種植物荷爾蒙共同調節植物整體之生理作用，因此各種荷爾蒙間有其交感作用，使植物正常生長與分化。Hein 等(1984) 測定大豆子粒不同部位內 ABA 與 IAA 含量，發現胚軸內 ABA 含量極高而 IAA 很少，但種皮中 ABA 極低而 IAA 很多，故兩者在種子發育過程可能相互影響。Lindore 與 Nooden(1978) 亦認爲 cytokinins 與 ABA 對大豆植株老化有相互拮抗作用，故影響作物生長與發育絕非單一植物荷爾蒙可以達成，而是植物荷爾蒙間互相協同作用後所表現出的現象。

台灣北部地區台農 351 號穗頂子粒充實不良之情形特別明顯，本試驗結果發現上位子粒於充實初期之 IAA 含量明顯低於下位子粒，且 IAA 含量之高峯期亦較下位子粒晚；又至發育中期時，上位子粒 ABA 含量迅速增加，且明顯的較下位子粒爲多，是否由於上述荷爾蒙含量之差異，導致上位子粒對同化物質之競爭能力小於下位子粒，有待進一步探討。

Patrick 與 Wareing(1976) 認爲 IAA 有促進蔗糖長距離轉運之作用，本試驗結果發現子粒之 IAA 含量與充實行爲關係相當密切，而且子粒內蔗糖合成酶含量之消長亦與總 IAA 消長情形一致。然而與玉米子粒澱粉合成過程中有關的酵素相當多(Ozbun 等, 1973; Ou-Lee 與 Setter, 1985)，子粒發育期中，各種不同的蔗糖轉化酵素(invertase)活性亦不同(Jaynes與Nelson, 1971)，因此僅就蔗糖合作酶與 IAA 之關係，仍無法對荷爾蒙與碳水化合物代謝酵素之關係做一定論。

引用文獻

Ackerson, R.C. 1984a. Regulation of soybeans embryogenesis by abscisic acid. J. Exp. Bot. **35:** 403-413.

Ackerson, R.C. 1984b. Abscisic acid and precocious germination in soybeans. J. Exp. Bot. **35:** 414-421.

Bandurski, R.S. and A. Schulze. 1977. Concentration of indole-3-acetic acid and its derivatives in plants. Plant Physiol. **60:** 211-213.

Bangerth, F., W. Authammer and O. Baum. 1985. IAA level and dry matter accumulation at different positions within a wheat ear. Physiol. Plant. **63:** 121-125.

Barendse, G.W.M. and P.H. van de Werken. 1980. High-performance liquid chromatography of gibberellins. J. Chromat. **198:** 449-455.

Bonnett, O. 1960. Inflorescences of maize, wheat, rye, barley and oats: Their initiation

and development. Ill. Agri. Expt. Sta. Bull. 721.

Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem. **72:** 248–254.

Brenner, M.L. 1981. Modern methods for plant growth substance analysis. Ann. Rev. Plant Physiol. **32:** 511–538.

Brenner, M.L., B. Burr, and F. Burr. 1977. Correlation of genetic vivipary in corn with abscisic acid and concentration. Plant Physiol. **59**–S: 76.

Chourey, P.S. and O.E. Nelson. 1976. The enzymatic deficiency conditioned by the shrunken-1 mutant in maize. Biochem. Gen. **14:** 1041–1055.

Eeuwens, C.J. and W.W. Schwabe. 1975. Seed and pod wall development in *Pisum sativum* L. in relation to extracted and applied hormones. J. Exp. Botany **26:** 1–14.

Evans, L.T. and I.F. Wardlaw. 1976. Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. Adv. Agron. **28:** 301–359.

Frey, N.M. 1981. Dry matter accumulation in kernels of maize. Crop Sci. **21:** 118–122.

Gale, M.D. 1978. Genetic variation for hormonal activity and yield. *In* J.H.J. Spiertz and Th. Kramer (eds.), Crop Physiology and Cereal Breeding. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp. 29–34.

Goldbach, H. and G. Michael. 1976. Abscisic acid content of barley grain during ripening as affected by temperature and variety. Crop Sci. **16:** 797–799.

Guin, G., D.L. Brummett, and R.C. Beier. 1986. Purification and measurement of abscisic acid and indoleacetic acid by high performance liquid chromatography. Plant Physiol. **82:** 997–1002.

Haggen-Smit, A.J., W.B. Dandliker, H. Wittwer, and A.E. Murneek. 1946. Isolation of 3-indoleacetic acid from immature corn kernel. Amer. J. Bot. **33:** 118–120.

Hamilton, R.H., R.S. Bandurski, and B.H. Grigsby. 1961. Isolation of indole-3-acetic acid from corn kernels and etiolated corn seedlings. Plant Physiol. **36:** 354–359.

Hein, M.B., M.L. Brenner and W.A. Brun. 1984a. Concentration of abscisic acid and indole-3-acetic acid in soybean seeds during development. Plant Physiol. **76:** 951–954.

Hein, M.B., M.L. Brenner and W.A. Brun. 1984b. Effects of pod removal on the transport and accumulation of abscisic acid and indole-3-acetic acid in soybean leaves. Plant Physiol. **76:** 955–958.

Hsu, S.M., L. Raine and. Fanger. 1981. A comparative study of the peroxidase-anti peroxidase method and an avidin-biotin complex method for studying polypeptide hormones with radioimmunoassay antibodies. Am. J. Clin. Pathol. **75:** 734-738.

Jaynes, T.A. and O.E. Nelson. 1971. Invertase activity in normal and mutant maize endosperms during development. Plant Physiol. **47:** 623-628.

Jonathan, M.H. and R.J. Jones. 1986. Kernel aboration in maize. I. Carbohydrate concentration patterns and acid invertase activity of maize kernel induced to abort *in vitro*. Plant Physiol. **81:** 503–510.

Jones, R.J. and M.L. Brenner. 1978. Distribution of abscisic acid in maize kernel during grain filling. Plant Physiol. **83:** 905–909.

Karmoker, J.L. and R.F.M. van Steveninck. 1978. The effect of abscisic acid on sugar levels in seedling of *Phaseolus vuglaris* L. cv Red land pioneer. Planta **146:** 25–30.

King, R.W. 1976. Abscisic acid in developing wheat grain and its relationship to grain growth and maturation. Planta **132:** 43–51.

Letham, D.S. 1966. Purification and probable identity of a new cytokinin in sweet corn extracts. Life Sci. **5:** 551–554.

Lindoo, S.J. and L.D. Nooden. 1978. Correlation of cytokinins and abscisic acid with monocarpic senesence in soybeans. Plant Cell Physiol. **19:** 997–1006.

Mcwha, J.A. 1975. Changes in abscisic acid levels in developing grain of wheat (*Triticum aestivum* L.). J. Exp. Bot. **26:** 823–827.

Michaek, G. and H. Seiler-Kelbitsch. 1972. Cytokinin content and kernel size of barley grain as affected by environmental genetic factors. Crop Sci. **12:** 162–165.

Milborrow, B.V. and D.R. Robinson. 1973. Factors affecting the biosynthesis of abscisic acid. J. Exp. Bot. **24:** 537–548.

Miller, C.O. 1967. Cytokinins in *Zea mays*. Ann. N.Y. Acad. Sci. **144:** 251–257.

Mounla, M.A.K. 1978. Gibberellin-like substances in parts of the developing barley grain. Physiol. Plant. **44:** 268–272.

Mounla, M.A.K. and G. Michael. 1973. Gibberellin-like substances in developing barley grain and their relation to dry weight increase. Physiol. Plant. **29:** 274–276.

Norman, S.M., V.P. Maier, and L.C. Echols. 1982. Reversed-phase cleanup and high performance liquid chromatographic analysis of abscisic acid in *Cercospora rosicola* liquid culture media. J. Liquid Chromato. **5:** 81–91.

Ou-Lee, T.M. and T.L. Setter. 1985. Enzyme activites of starch and sucrose pathways and growth of apical and basal maize kernels. Plant Physiol. **77:** 848–851.

Ozbun, M.L., J.S. Hawker, E. Greenberg, C. Lammel, J. Preiss, and E.Y.C. Lee. 1973. Starch synthetase, phosphorylase, ADP-glucose pyrophosphorylase and UDP-glucose pyrophosphorylase in developing maize kernels. Plant Physiol. **51:** 1–5.

Patrick, J.W. and P.F. Wareing. 1976. Auxin-promoted transport of metabolites in stems of *Phaseolus vulgaris* L. J. Exp. Bot. **27:** 969–982.

Porter, H.K., N. Pa, and R.V. Martin. 1950. Physiological studies in plant nutrition. XV. Assimilation of carbon by the ear of barley and its relation to the accumulation of dry matter in grain. Ann. Bot. **14:** 55–68.

Prevost, I. and M.TH. LE Page-Degivry. 1985. Inverse correlation between ABA content and germinability throughout the maturation and the in vitro culture of the embryo of *Phaseolus vulgaris*. J. Exp. Bot. **36:** 1457–1464.

Quebedeaux, B., P.B. Sweetser ands J.C. Powell. 1976. Abscisic acid levels in soybean reproductive structures during development. Plant Physiol. **58:** 363–366.

Radley, M. 1976. The development of wheat grain in relation to endogenous growth substance. J. Exp. Bot. **27:** 1009–1021.

Radley, M. 1979. The role of gibberellin, abscisic acid and auxin in the regulation of developing wheat grains. J. Exp. Bot. **30:** 389.

Schussler, J.R., M.L. Brenner and W.A. Brun. 1984. Abscisic acid and its relationship to seed filling in soybeans. Plant Physiol. **76:** 301–306.

Shaw, S.H. and H.C.S. Thom. 1951. On the phenology of field corn, silking to maturity. Agron. J. **59**: 541-546.

Sjut,V. and M.V. Palmer. 1983. Peversed-phase high-performance liquid chromatography of plant hormones: Some useful difference in stationary phase selectivity. J. Chromato. **270**: 309-312.

Skoog, F. and C.O. Miller. 1957. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue culture *in vitro*. Symp. Soc. Exp. Biol. **11**: 118-131.

Sorrels, M.E., R.E. Harris and J.H. Lonnquist. 1978. Response of prolific and nonprolific maize to growth-regulating chemicals. Crop Sci. **18**: 783-785.

Stahyl, E.A. and D.A. Buchanan. 1982. High-performance liquid chromatographic procedure for separation and quantification of zeatin and zeatin riboside from pears, peaches and apples. Chromat. **334**: 453-459.

Su, J.C. and J. Preiss. 1978. Purification and properties of sucrose synthase from maize kernels. Plant Physiol. **61**: 389-393.

Tietz, A., M. Ludewing, M. Dinghuhu and K, Dorffing. 1981. Effect of abscisic acid on the transport of assimilates in barley. Planta **152**: 557-561.

Wardlaw, I.F. 1970. The early stages of grain development in wheat: Response to light and temperature in a single variety. Aust. J. Biol. Sci. **23**: 765-775.

Wardlaw, E.F. and L. Moncur. 1976. Source, sink and hormonal control of translocation in wheat. Planta **128**: 93-100.

Wareing, P.F. 1979. Growth regulators and assimilate partition. *In* T.K. Scott (ed.), Plant Regulation and Agriculture. Plenum Press, pp. 309-317.

Weaver, R. and J.O. Johnson. 1985. Relation of hormones to nutrient mobilization and the internal environment of the plant : The supply of mineral nutrients and photosynthate. In R.P. Pharis and D.M. Reid (eds.), Hormonal Regulation of Development III. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 1-30.

Weiler, E.W. 1978. Plant hormone immunoassay. Physiol. Plant. **54**: 230-234.

Weiler, E.W. 1982. An enzyme-immunoassay for cis (+)-abscisic acid. Physiol. Plant. **54**: 510-514.

Weiler, E.W. 1984. Immunoassay of plant growth regulators. Ann. Rev. Plant Physiol. **35**: 85-95.

Weiler, E.W., P.S. Jourdan, and W. Conrad. 1981. Levels of indole-3-acetic acid in intact and decapitated coleoptiles as determined by a specific and highly sensitive soild-phase enzyme immunoassay. Planta **153**: 561-571.

Wheeler, A.W. 1972. Changes in growth-substance content during growth of wheat grain. Ann. Appl. Biol. **72**: 327-334.

Status of Endogenous Plant Hormone in Developing Kernels of Corn

Ming-Jen Fan[1] and Chun Chu[2]

[1] *Taiwan Agricultural Research Institute*
[2] *Department of Agronomy, National Taiwan University*

This experiment was conducted to determine the contents of plant hormones and sucrose synthase in the developing kernels of corn by means of reverse-phase high performance liquid chromatography and enzyme-linked immunosorbent assay. The purpose was to investigate the relationship between hormone levels and kernel-filling for kernels located at the upper and lower parts of ear. Results indicated that when corn ear was considered as a whole, zeatin concentration in kernels was highest at early kernel developmental stage and declined significantly after soft dough stage. Levels of IAA and GA were highest between soft dough and early dent stages, whereas ABA concentra-tion showed two peaks at early kernel-filling and maturity stages. Comparison between kernels at different positions of the ear indicated that fresh weight and dry weight of kernels at the upper part of ear were lower than kernels at the lower part. Contents of hormones in kernels at various parts of ear were also different. IAA content of lower kernels was 5.4 - 8.5 μg/g f.w. higher than that of upper kernels at early fillingstages, however, it was 2-10 μg/g f.w. lower at late kernel-filling stages. The peak of IAA content of lower kernels appeared 5 to 10 days earlier than that of upper kernels. Similarly, two peaks of endogenous ABA content occurred one each at early and late filling stages as found in kernels from the entire ear. However, maximum ABA content in the lower kernels appeared one growth-stage earlier than that in the upper kernels. There were also two peaks of sucrose synthase content in kernels with one at the hard dough stage and the other at kernel maturity. The change in total IAA content was insynchronization with that of sucrose synthase.The two peaks of total IAA occurred 5 days in advance to the two peaks of sucrose synthase. Results of this experiment suggested that IAA seemed to exert some effects on dry matter accumulation of cornkernels through mediating sucrose metabolism during the kernel filling period.

Key words: Hormones; Kernel filling; Sucrose synthase.